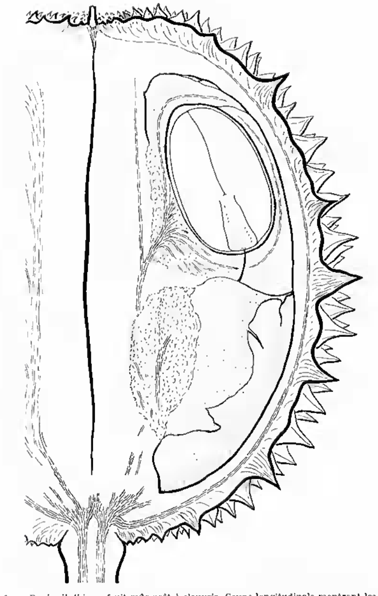


Fig. 1. — *Durio zibethinus*, fruit mûr prêt à s'ouvrir. Coupe longitudinale montrant les arilles (en pointillé) qui entourent les graines, le placenta farineux et la vasculatisarion de la graine, de l'arille et des épines (un peu réduit).

Source : MNHN, Paris

LA THÉORIE DU DURIAN
OU
L'ORIGINE DE L'ARBRE MODERNE

par E. J.H. CORNER

Adaptation française par N. et F. HALLÉ[1]

INTRODUCTION

par G. MANGENOT,

Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.

M. CORNER, professeur à l'Université de Cambridge, a longtemps travaillé en Malaisie et en Amazonie, pays où existent les plus riches forêts équatoriales du monde. Il les a considérées comme personne ne l'avait fait avant lui et les relations imprévues qu'il a découvertes entre de très nombreux faits morphologiques et biologiques l'ont conduit à formuler la *théorie du Durian;* le durian est le fruit d'un grand arbre indo-malais *(Durio zibethinus);* l'étude de son péricarpe et de ses graines apporte quelques arguments typiques en faveur de la théorie.

Celle-ci, fondée sur l'observation de la forêt dense équatoriale, est une conception originale et vivante de l'évolution des Végétaux vasculaires.

On a, depuis longtemps, discuté de la signification phylogénique de l'appareil végétatif (état ligneux ou herbacé) et, surtout, des dispositifs floraux. On admet, depuis longtemps, que la forêt dense — l'*Hylaea* — représentée, sur tous les continents, autour de l'Équateur, est une sorte de musée d'espèces ligneuses appartenant à de vieilles familles, développées au Crétacé, et dont beaucoup présentent encore des caractères archaïques. Ces notions classiques ont surtout été dégagées d'études morphologiques, telles que les permet l'analyse de l'appareil floral, ou de données paléontologiques.

De ces caractères plus ou moins primitifs des espèces de la forêt dense, M. CORNER nous donne, au contraire, une idée dynamique, tenant compte

1. Avec l'autorisation de l'auteur et l'aimable agrément du Dr. W. H. PEARSALL éditeur des *Annals of Botany* où l'article original a été publié (Ann. Bot. XIII, 52 : 367-414, 1949).

Source : MNHN, Paris

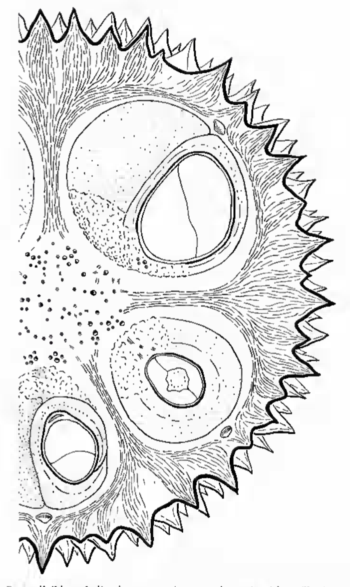


Fig. 2. — *Durio zibethinus*, fruit mûr en coupe transversale montrant les arilles (en pointillé), les placentas farineux et la vascularisation : nombreux petits faisceaux axiaux d'où partent les faisceaux du péricarpe et des épines; gros faisceaux longitudinaux derrière chaque loge carpellaire (un peu réduit).

Source : MNHN, Paris

non seulement du peuplement végétal, mais encore des Animaux vivant dans celui-ci, de leurs besoins alimentaires et de leur comportement vis-à-vis des plantes.

Tous les botanistes connaissant les tropiques avaient remarqué que certains arbres — ceux que M. CORNER appelle *pachycaules* — sont formés, pendant toute leur vie ou, au moins, pendant leur jeunesse, par un tronc simple portant, autour de son sommet, une couronne de grandes feuilles, comme chez beaucoup de palmiers, et que d'autres arbres — les *leptocaules* — sont, au contraire, ramifiés dès le début de leur développement, mais portent alors de petites feuilles disposées sur des branches plus ou moins grêles. Or, personne n'avait saisi la signification évolutive et la valeur écologique de ces architectures différentes.

Tous les botanistes familiers des pays chauds connaissaient l'étrangeté de certains fruits, de celui du Durian et de beaucoup d'autres. Tous savaient que les graines arillées sont caractéristiques de certaines familles. Mais personne n'avait compris les rapports existant entre les dimensions des fruits et des graines, les caractères du péricarpe, les modes de déhiscence, le degré de développement ou l'absence de l'arille, la constitution du tégument séminal, d'une part, les niveaux d'évolution, d'autre part.

J'ai eu l'occasion, dans mon enseignement, d'exposer la théorie du Durian. Ceux de mes auditeurs qui ont l'expérience des forêts denses équatoriales ont eu le sentiment d'une sorte de révélation; ils ont aussitôt saisi la pensée de M. CORNER et la portée de ses conceptions. Certains ont même trouvé, dans celle-ci, le fil conducteur permettant d'interpréter les faits mis en évidence par leurs recherches. C'est pourquoi nous avons été nombreux à demander à M. le professeur AUBRÉVILLE de bien vouloir publier, dans *Adansonia*, la traduction des mémoires fondamentaux exposant la théorie du Durian, et à M. CORNER, ainsi qu'à ses éditeurs, de bien vouloir autoriser cette traduction. Les « durianologistes » français désirent diffuser les notions, si vivantes et originales, qui les ont tant éclairés; je suis leur interprète pour exprimer à MM. CORNER et AUBRÉVILLE leurs plus vifs remerciements.

AVANT-PROPOS

Une théorie est valable, lorsqu'il est démontré qu'elle est utile. Or, la théorie que je propose ici me semble utile, parce qu'elle permet de mieux saisir la vraie nature des plantes à fleurs, des oiseaux, des mammifères — la véritable vie de la forêt tropicale. Elle m'a conduit à comparer les formes des fruits, comme celles des arbres, mais en même temps, à considérer les tapirs, les cycas et les choux de Bruxelles, les couleurs, les singes, et les yeux des poissons. Elle m'a conduit à étudier la chalaze de l'ovule comme le neuropore de la gastrula, l'embryologie des écailles peltées, la

Source : MNHN, Paris

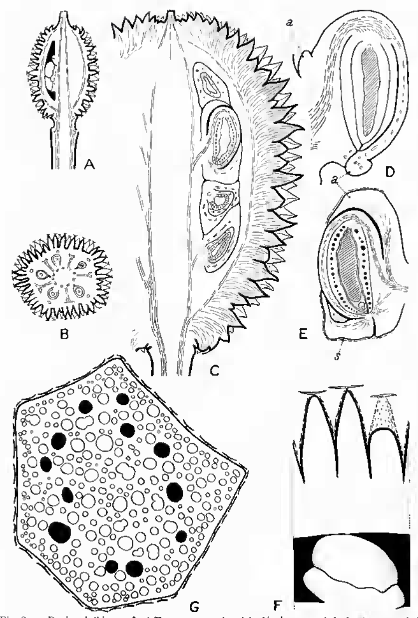


Fig. 3. — *Durio zibethinus :* **A** et **B**, coupes montrant le développement du fruit peu après la pollinisation; **C**, coupe d'un fruit ayant atteint la moitié de sa taille définitive; on notera le rapide développement de l'arille, le développement des épines sous les écailles peltées et la vascularisation (× 1). **D** et **E**, deux stades de l'évolution de l'ovule fécondé correspondant respectivement aux fig. A et C; le nucelle entoure le sac embryonnaire liquide, le tégument interne différencie des poches à mucilage (points noirs sur la fig. E) (D × 15; E × 2); *a*, arille; *s*, secrétion cireuse de l'arille. — **F**, portion de coupe du jeune fruit montrant l'arille naissant et les épines (× 7); **G**, coupe transversale d'une épine correspondant à la figure C : on notera la vascularisation complexe, la présence des petits faisceaux externes fibreux, les canaux à mucilage en noir et les écailles peltées (× 15).

Source : MNHN, Paris

longueur des funicules et le poids des graines; et aussi à considérer, en plus des notions botaniques fondamentales, la signification biologique du balancement, l'origine des coquelicots, la fuite des singes et des éléphants, le cri des perroquets, et cette lacune de la paléobotanique — l'apparition des plantes à fleurs.

Le rôle principal dans les travaux des évolutionnistes a, jusqu'ici, été accaparé par la zoologie. Cette théorie attirera l'attention, je l'espère, sur les arbres tropicaux. Elle ranimera l'intérêt envers le travail trop peu connu de Church, *Thalassiophyta* (1919), et renforcera le concept de *Xerophyton*, dans une direction non exploitée par cet auteur.

Il existe actuellement, dans les forêts humides de la ceinture équatoriale, un *Xérophyton* qui représente un point culminant de l'évolution végétale; il a réussi à se maintenir en équilibre dynamique avec ses sous-produits d'évolution, alors que le monde vieillit et que le *Thalassiophyton* a disparu pour toujours.

Malheureusement pour moi, la vie de la forêt tropicale humide ne peut être condensée ni mise en sac, pas plus qu'elle ne peut être rapportée par une mission d'exploration lointaine. Le sujet est si vaste, et ces notions sont si peu familières, que je puis, tout au plus, espérer encourager la jeune génération à trouver coûte que coûte les moyens de vivre sous les tropiques si elle désire étudier l'Évolution. La cohérence de ma théorie, en dépit de l'apparente bizarrerie des faits, devrait suffire à prouver que, sans une orientation tropicale, la biologie est perdue.

Un dimanche de juillet 1944, alors que le professeur Kwan Koriba était directeur du Jardin Botanique de Singapour, nous trouvâmes dans un lambeau de forêt vierge de l'île, les fruits tombés au sol de *Sloanea javanica* (Elaeocarpacées). Sur le moment, nous fûmes incapables de déterminer s'ils appartenaient aux Méliacées, Sapindacées, Flacourtiacées, Sterculiacées, Bombacacées, ou même aux Connaracées, jusqu'à ce qu'enfin, nous ayons pu obtenir, grâce à l'herbier, une détermination correcte de ces fruits. En face d'une situation si confuse, je fus amené à faire toute une enquête.

Il semble que cette sorte de fruit — une capsule rouge loculicide, avec de grosses graines noires pendant au bout de funicules persistants et enveloppées d'un arille rouge (fig. 3, E) — doit avoir été le fruit ancestral de ce groupe de familles. Et si cela est vrai pour ce groupe, pourquoi ne le serait-ce pas pour toutes les plantes à fleurs?

J'ai commencé à travailler à cette théorie à Singapour, pendant la dernière année de la guerre, et j'exprime ma gratitude au professeur Koriba, pour le rôle qu'il a joué comme protecteur de la recherche scientifique au Jardin botanique de Singapour; conseiller exigeant, il fut en outre, si je puis dire, mon premier converti à la durianologie.

QU'EST-CE QUE LE DURIAN?

Le durian (*Durio zibethinus*, Bombacacées), est un grand arbre de la région malaise, actuellement largement cultivé de l'Inde à la Nouvelle

Source : MNHN, Paris

Guinée. Il a d'assez petites feuilles simples sur de fins rameaux, et des touffes de grosses fleurs blanches ou roses, nées sur les branches, et faisant place à d'énormes capsules loculicides à cinq côtes, épineuses, vert-olive, et devenant jaune d'or à maturité. Chaque cavité du fruit contient 1-5 grosses graines brunes brillantes, couvertes d'un arille épais et crémeux, blanc ou jaune (fig. 1 et 2). Les fruits s'ouvrent seulement à complète maturité, après s'être écrasés sur le sol. Ils ont alors une pénétrante et répugnante odeur d'ail et de scatol, mais l'arille crémeux est tellement délicieux que le Durian est le plus populaire et le plus connu des fruits d'Extrême-Orient. Les fruits immatures sont lourdement armés de fortes

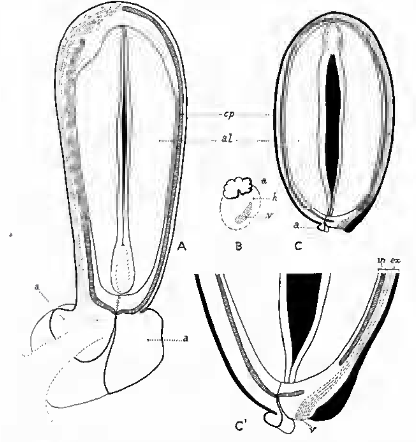


Fig. 4. — Graines mûres en coupe longitudinale : **A**, *Coeslostegia Griffithiana* (Bombac.) × 3: **C**, *Sterculia macrophylla* (**B**, le hile × 7) montrant l'embryon inversé avec la radicule dirigée vers la chalaze; quand le tégument externe *(ex)* vient à se détacher, le pore chalazien qui s'ouvre dans la couche palissadique du tégument interne *(in)*, apparaît comme un faux mais efficace micropyle. — *a*, arille très réduit, limité à la zone du micropyle et du funicule chez *Coelostegia*, et entièrement rudimentaire mais jaune vif chez *Sterculia*; *al*, albumen; *h*, hile; *cp*, couche palissadique du tégument interne; *v*, faisceau vasculaire.

Source : MNHN, Paris

épines pyramidales qui s'enloncent dans la peau sous le poids du fruit lorsqu'on tient ce dernier à la main ; ce fruit peut donc difficilement être attaqué par les animaux, même par les écureuils, bien que les graines, mûres ou non, soient extrêmement appétissantes et nutritives.

Jusqu'à une époque récente, les durians n'étaient pas sélectionnés. En Malaisie, les durians sauvages ont des fruits aussi bons que les durians cultivés, la culture en question se limitant souvent à la protection des porte-graines épars. Dans la forêt, les Durians poussent souvent en groupes. A la saison de la maturité des fruits, l'odeur attire les éléphants qui arrivent de tous côtés et choisissent les meilleurs morceaux ; ensuite, viennent les tigres, les sangliers, les daims, les tapirs, les rhinocéros, les singes, les écureuils, et ainsi de suite jusqu'aux fourmis et aux scarabées qui nettoient les derniers restes. Les habitants de la forêt construisent des observatoires dans les arbres, d'où ils peuvent descendre au sol lorsqu'un fruit tombe, et où ils remontent ensuite se mettre à l'abri. Sous les gros arbres abondent les marques de la suprématie éléphantine : arbustes brisés, écorce arrachée, buissons piétinés, sol labouré, etc...

Les épines du fruit se développent seulement sous les écailles peltées initiales de l'ovaire, chaque épine portant ainsi une écaille primaire à son sommet et des écailles peltées secondaires sur ses flancs (fig. 3).

Ordinairement, l'arille ne se développe qu'après pollinisation, cependant, des ovules non fécondés peuvent développer un arille au cours de la formation du fruit.

On connaît environ quinze espèces de *Durio*[1], distribuées à travers le Siam, la Birmanie, les Philippines, la Malaisie, Sumatra, Bornéo et Java. La plupart ont des arilles incomplets, voire même pas d'arille du tout, et quelques-unes fleurissent, non plus sur les branches, mais sur le tronc.

Une espèce, *Durio griffithii*, a de petits fruits rouges, devenant mous à maturité, avec des graines noires pourvues de courts arilles rouges. Les fruits sont axillaires sur les rameaux feuillés ; ils s'ouvrent sur l'arbre, de telle sorte que les graines noires restent suspendues aux bords du fruit qui prend une forme d'étoile, comme chez *Sterculia* et *Sloanea*.

Trois autres genres de Bombacacées ont des graines arillées : *Coelostegia* (Péninsule malaise, 2 sp. fig. 4, A), *Neesia* (Malaisie, 10 sp.) et *Cullenia* (Ceylan, 1 sp.).

Ces quatre genres, tous du Sud-Est asiatique, sont les seuls à avoir ce type de fruit capsulaire arillé parmi le vaste ensemble des Bombacacées-Malvacées qui comprend plusieurs milliers d'espèces.

Problème. — Quelle est l'origine de cette énorme capsule armée, si avidement recherchée par les animaux sauvages, et cependant tellement rare qu'elle n'est connue, dans ce puissant ordre des Malvales, que

1. Cf. A. J. G. H. Kostermans, A monograph of the genus *Durio* Adans., Pengum. Communication, Bogor (Indonésie) n° 61 : 1-80 et 62 : 1-36 (nombr. fig.) avr. et juill. 1958 ; ou encore, The genus *Durio* Adans., Reinwardtia 4, 3 : 47-153 déc. 1958. — N. D. T.

Source : MNHN, Paris

chez une infime minorité d'arbres tropicaux? C'est à la fois un succès biologique et une fantaisie de la nature. Pourquoi les Durians existent-ils?

FAMILLES ARILLÉES

On trouvera ci-dessous la liste aussi complète que possible des familles d'Angiospermes à graines arillées.

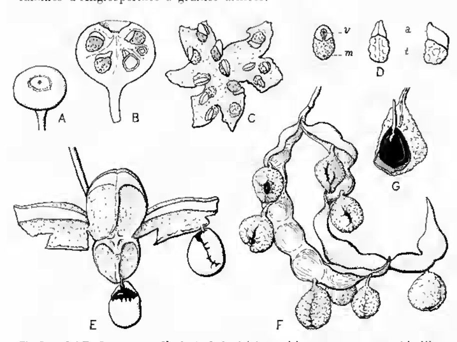


Fig. 5. — **A** à **D**, *Siparuna* sp. (Monim.) : **A**, fruit épigyne plein, rouge pourpre, avant la déhiscence (× 1); **B**, coupe montrant les cloisons carpellaires pulpeuses connées; **C**, fruit ouvert montrant la pulpe rose granuleuse et farineuse qui enrobe les graines (comparer au fruit irrégulièrement déhiscent de quelques espèces de *Ficus*) (× 1); **D**, graine (× 2) trois positions : *a*, arille rouge foncé; *m*, micropyle; *v*, faisceau vasculaire; *t*, tégument séminal gris brillant et tuberculé. — **E**, *Sloanea javanica* (Tiliac.-Elaeocarp.), fruit ouvert à graines noires et arilles rouges (× 1/2). — **F**, *Pithecellobium dulce* (Mimos.) gousse ouverte montrant les graines noires pendantes enveloppées de leur arille rose (× 1/2); **G**, graine ayant germé dans l'arille (celui-ci en coupe) encore fixée à la gousse (× 1).

A. Familles dont tous les genres et espèces sont arillés :

Myristicacées, Stachyuracées (1 genre, 2 sp., Japon, Himalaya).

B. Familles dont la plupart des genres sont arillés :

Dilléniacées, Connaracées, Passifloracées, Musacées, Marantacées Zingibéracées.

C. Familles dont beaucoup de genres sont arillés :

Méliacées, Célastracées, Sapindacées, Flacourtiacées, Mélianthacées, Guttifères (Clusiées).

Source : MNHN, Paris

D. Familles dont quelques genres seulement sont arillés (nb. de gen. entre parenthèses) :

Nymphéacées (2), Annonacées (3), Monimiacées (1), Berbéridacées (2), Papavéracées (1), Linacées, Malvacées-Bombacacées (4), Sterculiacées (3), Tiliacées (Elaeocarpacées, 1), Légumineuses (Mimos. 2, Caesalp. 14, Papil. 1, Swartz. 1), Théacées (1), Samydacées, Rhamnacées (1), Rhizophoracées (3), Mélastomacées (4), Aizoacées, Lécythidacées (2), Thyméléacées (2), Apocynacées (2), Commélinacées (2).

E. Familles a arilles rudimentaires :

Renonculacées (Paeonia), Fumariacées, Polygalacées, Violacées, Oxalidacées, Bixacées, Turnéracées, Trémandracées, Euphorbiacées, Légumineuses (Papil.), Cactacées, Liliacées (2).

Il n'existe environ que quarante-cinq familles plus ou moins arillées. Une seule famille importante est entièrement arillée; six le sont en grande partie. Toutes ces familles sont principalement, sinon entièrement, tropicales. La plupart des graines arillées appartiennent à des arbres ou à des lianes ligneuses des régions tropicales. Les arilles de quelque importance sont extrêmement rares chez les plantes de petite taille (*Acrotrema*, Dilléniacées).

Exemples génériques : *Myristica*, *Xylopia* (Annonacées), *Wormia* (Dilléniacées), *Connarus*, *Dysoxylon* (Méliacées), *Leptonychia* (Sterculiacées), *Guioa*, *Nephelium*, *Paullinia* (Sapindacées), *Tabernaemontana* (Apocynacées), *Sloanea*, fig. 5, E (Elaeocarpacées), *Ravenala* (Musacées).

Sterculia présente un exemple d'arille rudimentaire; plusieurs espèces de ce genre ont un minuscule coussin arillaire jaune de 1 à 2 mm de large inséré d'un côté du micropyle (fig. 4, B et C).

Épines. — Comme c'était le cas pour les quatre genres de Bombacées cités plus haut, les capsules arillées des diverses autres familles sont très souvent épineuses.

Problèmes. — Ils sont exactement les mêmes que chez le Durian :

A. Pourquoi ces fruits que les oiseaux, les chauve-souris et les mammifères arboricoles recherchent avec tant d'avidité sont-ils si rares, même dans la brousse secondaire où les plantes disséminées par les animaux sont si communes?

B. Pourquoi y a-t-il chez *Durio* comme dans de très nombreux autres genres, des espèces qui présentent tous les degrés entre l'absence totale d'arille et l'arille largement développé *(Sloanea, Xylopia, Acacia, Dysoxylon)*.

C. Pourquoi y a-t-il, dans les genres ci-dessus, un si grand nombre de transitions entre cette capsule arillée et les capsules sèches à graines sèches souvent ailées *(Méliacées, Apocynacées)*, les drupes *(Annonacées)*, les baies *(Dilléniacées)* ou les akènes *(Lécythidacées)?* Dans le seul genre

Source : MNHN, Paris

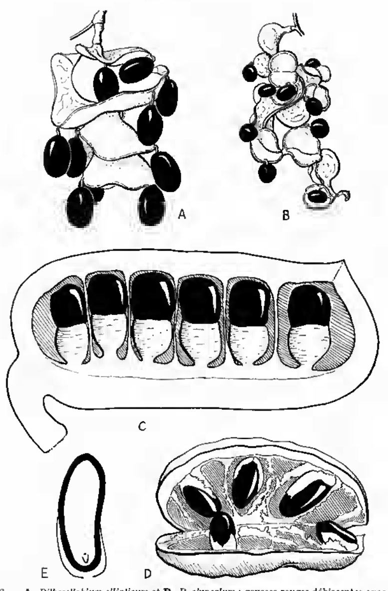


Fig. 6. — **A.** *Pithecellobium ellipticum* et **B**, *P. clypealum* : gousses rouges déhiscentes avec des graines noires dépourvues d'arille qui pendent au bout des funicules persistants (rouges chez *P. ellipticum*); les gousses de *P. clypealum* sont divisées en segments indépendamment déhiscents (× 1/2). — **C**, *Pahudia cochinchinensis* (Caesalp.) : gousse mûre, une valve supprimée, montrent les arillodes rouges et les graines noires (× 1/2) (d'après Pierre, Fl. For. Cochinch. pl. 368). — **D** et **E**, *Pahudia javanica*, gousse déhiscente (× 1/2) et graine à arille rouge en coupe (× 1) (d'après Prain *Ann. Roy. Bot. Gard.* Calcutta, IX pl. 44, 1901).

Source : MNHN, Paris

Xylopia, on connaît même des follicules arillés, des follicules bacciformes indéhiscents, et des follicules monospermes ressemblant à des drupes; on trouve presque le même déploiement de formes intermédiaires chez *Pithecellobium* (Mimosacées).

D. Ces fruits à graines arillées sont-ils des inventions parallèles de ces différentes familles ou genres? Ou bien, sont-ils des reliques montrant des états ancestraux à partir desquels ont évolué les fruits modernes, tels que les capsules sèches, follicules, akènes, baies, drupes, etc...? L'un ou l'autre de ces deux points de vue doit être le bon.

DISCUSSION

A. Si ces fruits sont des réalisations modernes, alors :

a) Pourquoi toutes ces familles, extrêmement éloignées les unes des autres (Apocynacées et Zingibéracées, Myristicacées et Sapindacées), auraient-elles différencié ce même mécanisme d'un troisième tégument enveloppant l'ovule fécondé? A fortiori, pourquoi dans certaines familles trouve-t-on cette différenciation chez un genre unique? Je ne vois à ceci aucune réponse. Il est impossible que l'arille se différencie « de novo ».

b) Le premier stade dans lequel l'arille est encore rudimentaire sur une graine suspendue n'aura aucune possibilité de survie. Une graine suspendue ainsi dans la forêt humide, va presque à coup sûr, germer « in situ », puis sécher et mourir avant que le fruit ne soit tombé de l'arbre (fig. 5, F). Et pourtant, il y a probablement plus de cas d'arilles rudimentaires et inutiles que d'arilles bien développés.

c) Pourquoi *Sloanea* qui a la seule capsule arillée des Tiliacées-Elaeocarpacées, a-t-il tant d'affinités, par ce fruit, avec les familles voisines des Bombacacées et Sterculiacées?

d) Pourquoi les Myristicacées, famille spécialement isolée, à fleurs très réduites et simplifiées, auraient-elles différencié toutes ensemble ce fruit massif et tellement singulier? Leur grosse graine arillée étant totalement incapable de vie ralentie est en effet le principal handicap qui empêche leur migration hors des tropiques.

B. Inversement, si le gros fruit arillé est une relique, on peut facilement comprendre :

a) Que la plupart des plantes à fleurs ont acquis d'autres sortes de fruits, présentant des graines plus petites et meilleures, ou mieux adaptées aux pays secs, ainsi que des mécanismes de dispersion par drupes, noyaux, akènes, graines ailées, etc... En particulier, ceci est nécessaire pour les plantes herbacées qui sont incapables de produire de gros fruits arillés. La rareté du fruit arillé résulte donc du caractère primitif, de ce moyen de reproduction des arbres de la forêt tropicale humide.

Source : MNHN, Paris

b) Que les nombreuses arilles vestigielles inutiles sont des reliques.

c) Que *Sloanea* constitue un trait d'union, par sa capsule arillée, entre les Elaeocarpacées, les Bombacacées et les Sterculiacées.

d) Que seules peuvent s'étendre hors de la forêt tropicale humide, les plantes à fleurs ayant acquis des fruits et des graines mieux adaptés à la

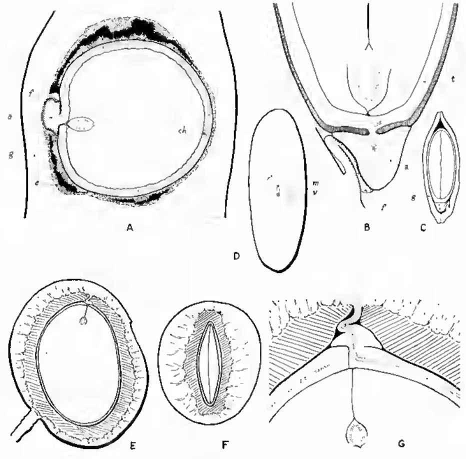


Fig. 7. — *Intsia bijuga* (Caesalp.) : **A**, portion de gousse avec une graine mûre en coupe longitudinale suivant le plan des cotylédons (× 1,5); l'endocarpe farineux *(e)* est en partie comprimé contre la graine et en partie dédoublé. — **B**, base de la graine en coupe longitudinale médiane montrant le long funicule replié, l'arillode rose coriace et le tégument séminal avec sa palissade (× 4,5). — **C**, gousse mûre en coupe transversale montrant la graine en place (× 2/3). — **D**, graine mûre vue du côté du hile montrant la discrète cicatrice de l'arillode (× 1,5). — *a*, arillode; *ch*, chalaze; e, endocarpe; *f*, funicule; *g*, paroi de la gousse *m*, micropyle; *t*, tégument séminal; *v*, faisceau vasculaire. — **E** à **G**, *Detarium senegalense* (Caesalp.) : follicule drupacé mûr en coupes longitudinale et transversale : on remarque se noyau endocarpique dur avec ses fibres pénétrant dans le mésocarpe pulpeux et le minuscule arille infonctionnel rose pâle à l'intérieur de l'endocarpe indéhiscent (E et F un peu réduits : G × 1).

Source : MNHN, Paris

sécheresse et au froid que les gros fruits arillés avec leurs graines molles et vulnérables. Les Myristicacées apparaissent ainsi comme la seule famille d'arbres tropicaux qui ait été incapable de s'implanter dans les régions à saison froide ou à saison sèche marquée, parce qu'elles n'ont pu différencier une nouvelle sorte de fruit.

(Comparer *Dysoxylon* et *Melia*, Bombacacées et Malvacées, Elaeocarpacées et Tiliacées, Swartzioidées et Papilionacées, Dilléniacées et Renonculacées, *Bocconia* et *Papaver*, Scitaminées et Liliacées, etc.).

C. Conclusion. — La capsule ou follicule, rouge, molle et souvent épineuse, avec de grosses graines noires, couvertes d'un arille rouge ou jaune, restant suspendues aux bords des valves, est le fruit primitif des plantes à fleurs.

Dans beaucoup de familles, il est facile de comprendre, grâce à la survivance de nombreux intermédiaires, comment ce fruit s'est changé en un follicule ou en une capsule sèche avec de petites graines dépourvues d'arille, souvent ailées et aisément disséminées, ou encore, en une baie, une drupe ou un akène. J'exposerai à titre d'exemple, le cas des Légumineuses.

LÉGUMINEUSES

Genres arillés. — Dans les quatre sous-familles suivantes, dix-huit genres ont un arille recouvrant plus ou moins la graine :

Mimosoidées : 2 genres sur environ 50 *(Acacia, Pithecellobium)*.

Césalpinioidées : 14 genres sur 126 (soit 70 espèces sur 2.300).

Swartzioidées : 1 genre sur 9.

Papilionacées : 1 genre monospécifique sur environ 500 genres et 10.000 espèces.

Ceci est évidemment une distribution relique ; et presque tous les genres arillés montrent dans leurs différentes espèces, tous les stades de la réduction ou de la disparition de l'arille. Si l'état ex-arillé était primitif, on s'attendrait à trouver la proportion inverse, à savoir, beaucoup de genres arillés et peu de genres ex-arillés. Il est impossible de qualifier de primitif ce qui, dans la nature actuelle, constitue le cas général (comparer les Cycadacées aux Abiétacées, les Dilléniacées aux Renonculacées ; penser aux espèces qui, la paléontologie le démontre, sont actuellement des reliques : l'*Amphioxus*, le Péripate, les Monotrèmes, l'éléphant, le tapir et les singes anthropoïdes).

Genre *Pithecellobium*. — *P. dulce* (fig. 5, F) a des graines noires entièrement couvertes par un arille rouge, et la paroi de la gousse est rose et quelque peu charnue. Si les graines délaissées par les animaux, restent attachées à la gousse, elles germent souvent « in situ », pour se dessécher aussitôt ; *P. ellipticum* (fig. 6, A) a de grosses graines noires qui pendent au bout de longs funicules des valves rouges de la gousse ; elles n'ont pas du tout d'arilles, mais le tégument séminal présente une mince couche

Source : MNHN, Paris

externe pulpeuse (sarcotesta), recherchée par les oiseaux. Chez *P. clypeatum* (fig. 6, B.) il n'y a ni arille ni tégument pulpeux; la gousse ne s'ouvre plus qu'au niveau de chaque graine, restant fermée dans les intervalles; dans cette espèce, pourtant, elle est encore rouge extérieurement, avec une face interne d'un rouge brillant (comme chez *Xylopia*, *Sloanea*, *Sterculia*, etc...). D'autres espèces ont des gousses indéhiscentes. Le genre *Pithecellobium* montre clairement le passage de la gousse arillée, très rare à l'heure actuelle, jusqu'au type commun à petites graines sèches réalisé chez les *Mimosa*, et même jusqu'à l'état indéhiscent, ces deux dernières structures ne pouvant en aucun cas être considérées comme primitives.

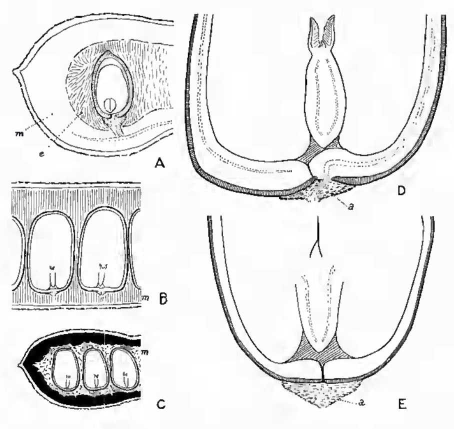


Fig. 8. — *Tamarindus indicus* (Caesalp.) : détails de la graine et de la gousse indéhiscente montrent l'arille blanc friable et infonctionnel (*a*). — **A**, sommet d'une jeune gousse avec une graine immature (l'albumen empiète sur le nucelle) mais avec l'arille développé; la cavité de la gousse est remplie de poils endocarpiques pulpeux cotonneux (*e*) (× 2). — **B**, portion de gousse pleine avant maturité, en coupe longitudinale, montrant le mésocarpe pulpeux (*m*) (× 1/2). — **C**, sommet d'une gousse mûre montrant l'épicarpe crustacé et le mésocarpe pulpeux contracté en une masse brune gluante autour des graines; en noir la cavité intermédiaire (× 1). — **D** et **E**, bases de graines ayant atteint la taille maximum, en sections longitudinales perpendiculaires l'une à l'autre; on distingue le tégument séminal épais avec sa palissade externe (× 6). — *a*, arille; *e*, endocarpe; *m*, mésocarpe.

Source : MNHN, Paris

Césalpinioidées. — On rencontre des arilles bien développés chez *Copaifera* et *Pahudia* (fig. 6, G-E), mais, le plus souvent, il n'y a pas d'arille, et à la place, le funicule devient charnu comme un arillode, par exemple chez *Inlsia* (voisin de *Pahudia*) et *Sindora*. *Tamarindus* (fig. 8), *Hymenaea* et *Delarium* ont des gousses ligneuses indéhiscentes, mais ont des arillodes distincts, aussi développés que dans les gousses déhiscentes d'*Inlsia* (fig. 7, A-D) et de *Sindora*: mais, tant que ces arillodes restent cachés, ils restent infonctionnels, et comme tels, ne peuvent avoir qu'une valeur de relique. En effet, chez *Detarium* (fig. 7, E-G), la gousse est devenue une drupe avec un noyau tellement dur qu'il faut une hache pour le couper, et dans un renfoncement à l'intérieur de ce noyau, se cache l'arillode : les gousses et les arilles sont manifestement des reliques.

Arillaria robusla. — Ce genre monospécifique de Basse-Birmanie et du Siam, est la seule Papillonacée à avoir une gousse charnue et une graine noire entièrement recouverte par un arille rouge pulpeux. Par tous ses autres caractères, le genre *Arillaria* ressemble au genre pantropical *Ormosia* qui comprend environ 50 espèces. Pour moi, *Arillaria* n'est pas un caprice de la nature, mais une relique aussi précieuse que l'*Amphioxus* ou le *Ginkyo*, qui montre ce qu'a été le fruit ancestral des Papilionacées. En effet, *Arillaria* de ce point de vue, rappelle ces trois autres genres monospécifiques reliques des Césalpinioidées, à savoir, *Tamarindus* (Indes), *Amherslia* (Birmanie) et *Lysidice* (Sud de la Chine et Indochine), qui donnent une idée de l'étonnante diversité d'arbres à fleurs magnifiques qui ont dû s'éteindre au cours de l'évolution des Césalpinioidées.

Papilionacées. — Toujours dépourvues de gros arilles rouges, beaucoup de Papilionacées ont cependant de petits arilles cornés, verdâtres, jaunâtres ou blancs, formant un bourrelet autour du hile (*Mucuna*, *Tephrosia*, *Cylisus*, *Lathyrus*, etc...). En fait, sur les graines de toutes les Papilionacées que j'ai examinées (à l'exception d'*Inocarpus*), j'ai pu retrouver, parfois de taille microscopique, un tel arille en bourrelet : j'en conclus que le hile de toutes les Papilionacées possède ou a possédé, sinon un arille bien développé, au moins un bourrelet arillaire. En d'autres termes, la gousse actuelle, sèche et bruyante, est le remplaçant moderne (très efficace sans nul doute), de la gousse charnue à arille. La graine arillée n'a pas survécu chez les Papilionacées modernes.

Adenanthera (Mimos.), *Ormosia*, *Erythrina*, *Abrus* (Papilion.). — Ces quatre genres ont des graines dures et rouges, sans arilles, qui pendent au bout des funicules persistants, des valves de la gousse sèche. Pourquoi? Comme dans le cas du Durian, il faut admettre toute une évolution pour interpréter ces graines bizarres et magnifiques. Mais, de quelle évolution s'agit-il?

Chez *Adenanthera bicolor* et quelques espèces d'*Ormosia* (fig. 11, A) et d'*Erythrina*, les graines sont en partie noire et en partie rouge. La zone rouge est celle du hile et du micropyle, la zone noire est celle de la chalaze.

Source : MNHN, Paris

Il semble qu'il y ait là un « transfert de fonction » (Corner, 1949) : l'arille a disparu *(Adenanthera)*, ou s'est réduit à un bourrelet (Papilionacées), mais sa coloration rouge a été transférée à la graine par envahissement à partir de l'extrêmité du funicule où normalement il se développe. Ainsi, ces graines bicolores sont une étape entre la graine noire à arille rouge et la graine rouge sans arille. Les graines noires et rouges, peu nombreuses

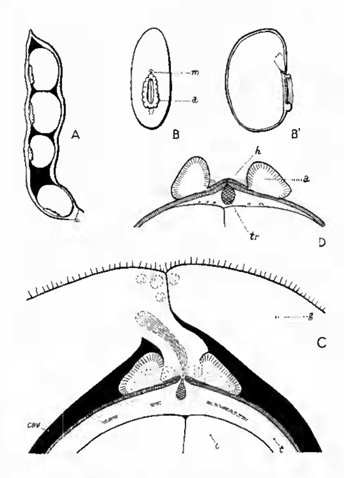


Fig. 9. — *Mucuna utilis* (Papilion.) : **A**, gousse mûre ouverte pour montrer les graines; **B**, graine vue du côté du bourrelet arillaire oblong qui entoure le hile; B', graine en coupe dans le plan des cotylédons (× 1); **C**, coupe transversale du hile et du funicule d'une graine pleine mais immature montrant la tête du funicule dilatée en arille et le faisceau vasculaire du funicule en communication avec le massif de trachéide du hile; on distingue à l'extrémité du funicule le parenchyme aérifère de rupture (× 7); *a*, arille; *c*, cotylédons; *cav*, cavité de la gousse; *g*, paroi de la gousse; *h*, hile; *m*, micropyle; *t*, tégument séminal; *tr*, massif de trachéides sous le hile. — **D**, coupe transversale du hile d'une graine mûre sèche : le bourrelet arillaire est attaché à la palissade du tégument séminal par la voûte palissadique du hile (× 7).

Source : MNHN, Paris

et relativement rares, sont des reliques [1]. Mais chez *Abrus*, une inversion semble avoir eu lieu; peut-être est-ce une mutation qui a perturbé le cours normal de l'évolution : la partie rouge est du côté de la chalaze, la parti noire entoure le hile. De telles anomalies se rencontrent également chez *Erythrina*. En tout cas, il y a manifestement quelque chose à apprendre, même des graines bicolores.

Les graines rouges, malgré leur dureté, sont consommées en grande quantité par les oiseaux à bec robuste; elles attirent l'œil des perroquets et ont un tégument si dur que leur germination est impossible tant que ces oiseaux ne les ont pas fissurées.

Un exemple parallèle se trouve chez les *Guarea* (Méliacées) dont les graines rouges sans arille sont superficiellement tout à fait semblables aux graines de *Dysoxylon* (Méliacées), entièrement revêtues d'un arille rouge. Dans les deux cas, le pigment rouge se trouve dans l'épiderme.

Arillodes. — Un funicule charnu, rouge, rose, jaune ou blanc, est appelé arillode (Pfeiffer, 1891). C'est évidemment le cas du long funicule auquel a été transféré, chez les Césalpiniées et les Mimosoïdées, la fonction de l'arille, pendant que ce dernier disparaissait. La figure 11 B montre la facilité avec laquelle on peut concevoir le déplacement et le transfert des caractères arillaires. Chez les Légumineuses, l'arille se développe à partir de la région marquée *a*. Un déplacement, dans le temps ou dans l'espace, de la différenciation des caractères arillaires peut transférer ceux-ci en *c*, qui est le funicule, et on a alors un arillode. Ainsi, chez les *Acacia*, il y a de nombreuses transitions entre les graines arillées, longuement funiculées, et les graines à arillodes (fig. 12). Un nouveau déplacement vers le placenta *d* produira les sacs placentaires rouges, ou fausse arille, qui entourent les graines de *Momordica* (Cucurbitacées) ou le tissu placentaire rouge qui enrobe les graines de plusieurs espèces de *Randia* (Rubiacées), et peut-être aussi de *Pittosporum;* finalement, lorsque le déplacement atteint l'endocarpe *e*, on obtient la pulpe rouge des baies, ou, si le rouge se change en jaune, la pulpe de la papaye, dans laquelle on trouve souvent, à titre d'anomalies, des arillodes; éventuellement, on aboutit de la même façon à la tomate ou à l'orange.

Graines rouges charnues. — Inversement, si les caractères arillaires sont transférés à la région *b*, ils seront alors assumés par le tégument séminal. On s'explique ainsi aisément la présence de téguments rouges, durs ou pulpeux, dans les groupes arillés. De même que les graines rouges d'*Adenanthera* succèdent, pour ainsi dire, aux graines noires, arillées de rouge, d'*Acacia* et de *Pithecellobium*, de même, les graines rouges d'*Iris foetidissima* et de *Gloriosa superba* à funicules persistants dans des capsules sèches loculicides, indiquent que les Liliacées eurent un ancêtre à arille;

1. Cf. N. Hallé, Présence de graines bicolores chez le *Leucomphalos capparideus* (Légum.-Sophor.) d'Afrique de l'Ouest A. E. T. F. A. T., Gênes 1963, sous presse. — N. D. T.

Source : MNHN, Paris

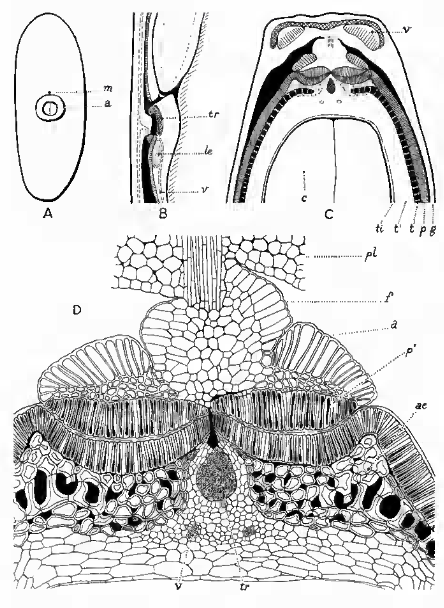


Fig. 10. — *Desmodium triflorum* (Papilion.) : **A**, graine vue du côté du hile (× 25); **B**, coupe longitudinale et **C**, transversale, du hile de la graine encore attachée à la paroi du fruit dont la cavité est figurée en noir (× 25 et × 50); la graine se détache par la rupture du parenchyme aérifère du sommet du funicule et la voûte palissadique de ce dernier reste fixée à la palissade du tégument séminal au niveau du hile; **D**, détail de la figure C montrant l'organisation typique de la graine de Papilionacée avec son arille microscopique en bourrelet (× 225). — *a*, bourrelet arillaire formé d'une assise unique de cellules épidermiques allongées; *c*, cotylédons; *f*, funicule; *g*, paroi de la gousse; *le*, lentille de cellules à parois épaisses dans le tégument séminal; *m*, micropyle; *p*, palissade; *p'*, palissade du funicule adhérente à celle du tégument séminal; *pl*, placenta, *t*, assise de cellules en verre de montre du tégument séminal externe; *t'*, couche principale du tégument externe; *ti*, tégument séminal interne; *tr*, massif de trachéides sous le hile; *v*, faisceaux vasculaires.

Source : MNHN, Paris

ceci est confirmé par les baies rouges des *Dracaena;* et la preuve en est donnée par l'arille relique des Colchiques et des Asphodèles. De la même façon, les graines rouges et pulpeuses des Magnoliacées rappellent les graines à arille des Annonacées, Dilléniacées et Myristicacées; les graines rouges et pulpeuses de nombreux genres d'Euphorbiacées *(Sapium, Glochidion, Aporosa, Cheilosa, Baccaurea)* rappellent les rares graines arillées de la famille, exactement comme les *Garcinia* (à tégument séminal charnu) rappellent les *Clusia* (arillés) chez les Guttifères. Le genre *Bixa* présente à la fois un tégument séminal pulpeux rouge et un arille rudimentaire.

Trois autres reliques. — Le genre *Delonix* (Césalpinioidées) comprend deux espèces de l'Afrique orientale et de l'Inde péninsulaire. C'est une distribution relictuelle ou lémurienne, bien connue. *D. regia*, le Flamboyant, avait une aire limitée à Madagascar et était en voie d'extinction quand il fut découvert en 1830. Il est maintenant largement multiplié comme arbre d'ornement à cause de ses brillantes fleurs rouges qui montrent, dans leur symétrie, une primitive grandeur. Le fruit n'a pas encore été correctement décrit. C'est une gousse sèche, massive, d'un brun crasseux, en forme de sabre, de 40-60 cm de long, s'entrouvrant juste assez pour permettre à une soixantaine de graines gris sombre, d'environ 2 cm de long, de pendre au bout de leurs funicules, pendant des semaines, jusqu'à décrépitude. Cet objet sordide, revivifié durianologiquement, devient un sabre écarlate de deux pieds de long, à graines noires avec des arilles rouges, et témoigne des formes ancestrales éteintes. Quelle autre interprétation donner du fruit de *Delonix?*

Le genre *Archidendron* comprend environ vingt espèces en Austro-Malaisie. Ce sont des Mimosoïdées caractérisées par leurs fleurs à 5-15 carpelles. Ce genre apparaît donc comme ayant le gynécée le plus primitif de toutes les Légumineuses. Quels sont donc les caractères du fruit? Chaque fleur, au moins chez les espèces australiennes, produit un faisceau de grandes gousses charnues et rouges, jaunes à l'intérieur, et contenant un grand nombre de graines noires luisantes qui pendent à de longs funicules (voir la figure donnée par Bailey, en 1916). Il semble qu'il n'y ait pas d'arille, mais, compte tenu des exemples des *Sloanea, Durio, Sterculia, Acacia,* etc..., je ne doute pas que l'on puisse découvrir au moins une espèce munie d'arille. Le fruit d'*Archidendron*, aussi bien que son gynécée, est donc extrêmement primitif, et c'est la preuve vivante de la pathétique décadence du splendide *Delonix.*

Le funicule long de 1 à 6 cm, permettant à la graine de se balancer, est caractéristique des Mimosoïdées, des Césalpinioidées et des Swartzioidées, à l'exclusion des Papilionacées. Les espèces asiatiques de *Parkia* (Mimos). ont des gousses indéhiscentes qui contiennent des rangées de grosses graines à longs funicules grêles enroulés. Pourquoi? La longueur de ce funicule si fin est plutôt nuisible, et elle est manifestement cause du long retard qui affecte la maturation des gousses, du fait du rétrécissement du canal nourricier de la graine (fig. 11, C). Mais, puisque c'est une

Source : MNHN, Paris

caractéristique de la graine « pendulante » des *Acacia*, *Pithecellobium* et *Swartzia*, on peut dans le cas présent, concevoir ce long funicule comme une relique. Les gousses sont déhiscentes chez quelques espèces tropicales américaines de *Parkia*, et les graines pendantes sont mangées par les perroquets. L'Ara rouge paraît en effet se nourrir en grande partie, aux dépends d'un *Parkia* à fleurs rouges du bassin de l'Amazone.

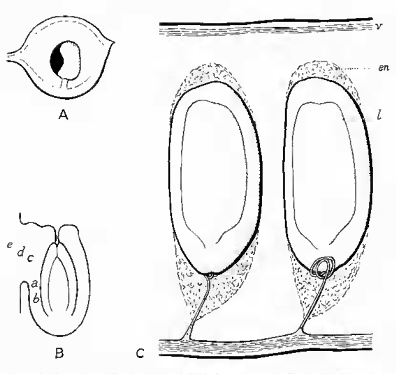


Fig. 11. — **A**, *Ormosia* sp. (Papil., Black 48-2668, **Inst. Agron. do Norte, Brésil**), graine rouge avec le côté de la chalaze noir, de la gousse monosperme (× 1). — **B**, schéma d'ovule anatrope : *a*, région de l'arille; *b*, de la testa; *c*, du funicule (ou arillode); *d*, du placenta; *e*, de l'endocarpe. — **C**, *Parkia javanica* (Mimos.) : deux graines mûres dans la gousse indéhiscente, montrant leur funicule allongé infonctionnel (× 2). — *en*, endocarpe moelleux *l*, sillon ellipsoïde submarginal de la testa (caractéristique de nombreuses graines de Mimosacées); *v*, faisceau vasculaire dorsal de la gousse.

La touffe de gousses de *Parkia*, portée par le renflement capité claviforme d'un long pédoncule, ressemble à une tête allongée d'*Archidendron ;* mais, au lieu que ce soit le produit d'une fleur unique, c'est le produit composé des fleurs unicarpellées du capitule de *Parkia*. Ainsi, le *Parkia* représente un *Archidendron* au second degré, de même qu'un capitule de Composées est une fleur au second degré. Ces deux exemples ont pour cause un complexe transfert de fonction au niveau des structures embryonnaires. En tous cas, il est intéressant de constater que *Parkia*, genre isolé

Source : MNHN, Paris

d'arbres tropicaux, à fleurs hautement spécialisées groupées en capitules (les inférieures sont même stériles et « attractives » comme chez les Composées), conservent les caractères essentiels du bouquet de gousses arillées, comme s'il y avait une pré-détermination, d'origine ancestrale.

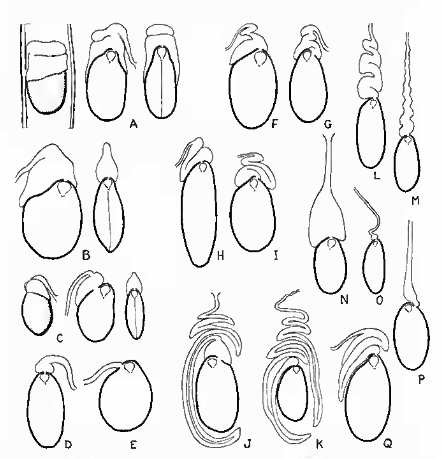


Fig. 12. — Graines d'*Acacia* (d'après Mueller, Ic. Austral. Sp. Acac. 1888), la plupart vues en coupe longitudinale; on voit la réduction de l'arille ou ses modifications en arillodes (× 1). — **A**, *A. colletioides*, trois graines, l'une dans la gousse, montrant l'arille bien développé et sa disparition échelonnée de **B** à **E** : **B**, *A. sessiliceps*; **C**, *A. coriacea*; **D**, *A. latifolia*; **E**, *A. praelongata* (à simple funicule); de **F** à **K**, allongement du funicule avec perte de l'arille : **F**, *A. phlebocarpa*; **G**, *A. Wallachiana*; **H**, *A. Luehmannii*; **I**, *A. lysiphloia*; **J**, *A. anceps*; **K**, *A. cincinnata*; de **L** à **Q**, on voit le développement de l'arillode, ou funicule charnu, l'arille étant disparu : **L**, *A. stipuligera*; **M**, *A. aulacocarpa*; **N**, *A. retivenea*; **O**, *A. gonoclada*; **P**, *A. delibrata*; **Q**, *A. montana*.

Conclusion : Le fruit primitif des Légumineuses était un bouquet de grandes gousses polyspermes, rouges et charnues, à graines noires, recouvertes chacune d'un arille rouge et pendant au bout d'un long funicule. Ces gousses étaient peut-être épineuses, d'un demi-mètre ou un mètre de

Source : MNHN, Paris

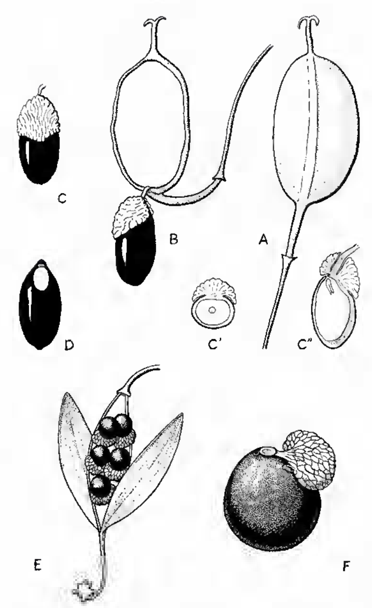


Fig. 13. — **A** à **D**, *Bocconia frutescens* (Papav.) × 3 : **A**, fruit avant la déhiscence; **B**, idem après la chute des valves, laissant le replum qui supporte par un funicule la graine unique; **C**, la graine est noire avec l'arille rouge; **D**, graine dénudée montrant la plage blanche où s'attache l'arille. — **E**, *Corydalis lutea* (Fumar.) fruit après déhiscence et **F**, graine munie de son arille rudimentaire, grossis (d'après PAYER, *Traité d'Organogénie*, t. 50, f. 14 et 15, 1857).

Source : MNHN, Paris

long, avec une cinquantaine de graines, et peut-être même se tenaient-elles dressées (cf. *Pentaclethra*).

Vérification. — La seule famille qui ait quelques affinités avec les Légumineuses est celle des Connaracées. Beaucoup de genres de Connaracées ont des gousses rouges et des graines noires, avec des arilles rouges ou jaunes (couvrant principalement la partie inférieure de la graine). Chez quelques genres comme *Cnestis*, les cinq carpelles d'une même fleur se développent de cette manière et leurs fruits ressemblent à ceux des *Sloanea* et des *Sterculia*. Les Annonacées sont peut-être voisines : chez *Xylopia* par exemple, on trouve le même ovaire apocarpique et polycarpique développé en un bouquet de follicules à arilles. Mais, l'évidence montre que les Légumineuses sont une des séries les plus isolées des plantes à fleurs et pourraient constituer à elles seules une des principales subdivisions des Dicotylédones.

AUTRES EXEMPLES

Bocconia. — En 1947, j'ai vu dans une vallée des environs de Bogota, quelques arbustes à feuilles pennées, qui ressemblaient à des palmiers. Le Dr Enrique Perez-Arbelaez, le botaniste de Colombie, me dit que c'était de jeunes pieds d'une Papavéracée du genre *Bocconia*, dont les deux seules espèces connues sont des arbres atteignant 10 à 15 m de hauteur. Après réflexion, alors que j'entendais pour la première fois parler d'un pavot arborescent, je suggérai que cette plante devait avoir d'assez grosses graines noires à arilles rouges; je ne connaissais pourtant chez les Papavéracées que les minuscules graines des Pavots et de leurs alliés. Le Dr Perez-Arbelaez se souvint qu'il en avait récolté, et, rapidement, nous trouvâmes ces fruits. C'était des sortes de petites capsules jaunâtres, charnues et loculicides, de 12 × 7 mm, contenant 1 (rarement 2) graines noires de 7 × 3 mm avec un arille rouge autour de leur base : la graine pend d'un replum annulaire persistant (fig. 13, A-D). Ma déduction fut donc vérifiée, et elle constitue en faveur de la théorie du Durian, un des arguments les plus frappants que j'aie pu rencontrer. On peut opposer à cela les arilles minuscules, ou strophioles, des graines de *Chelidonium* et des Fumariacées, mais *Bocconia* est bien une relique vivante.

Aesculus. — Les fruits épineux et loculicides du Marronnier d'Inde, avec leurs grosses graines brunes entourées d'un épais endocarpe blanc, ressemblent si étroitement à de petits Durians, qu'en 1946, j'ai soigneusement étudié le développement de ces fruits pour voir s'ils possédaient une trace d'arille : mes recherches furent vaines. Mais le Dr Dugan, professeur de Botanique à l'université de Bogota, m'a appris que le genre colombien et centre-américain *Billia* a des graines arillées, bien que ses fruits soient dépourvus d'épines.

(A suivre.)

Source : MNHN, Paris